

Sur les possibilités de transférer du matériel génétique du cotonnier sauvage *Gossypium anomalum* Waw. et Peyr. à l'espèce cultivée *G. hirsutum* L.

par

P. KAMMACHER et C. POISSON

Généticiens à l'I.R.C.T.

Laboratoire de Cytogénétique de la Station Centrale
de BOUAKÉ (Côte-d'Ivoire)

INTRODUCTION

Le genre *Gossypium* comprend toutes les espèces de cotonniers cultivés, plantes caractérisées par l'existence sur la graine de poils cellulotiques longs, vrillés et à paroi partiellement épaissie. Il comprend également des formes sauvages, botaniquement apparentées aux premières, mais inutilisables comme source de matériel textile car leur indument séminal se compose de poils courts, pleins et non vrillés.

La plus importante des espèces cultivées est *G. hirsutum* L., qui est un amphidiploïde naturel ($2n = 52$) composé d'un génome A et d'un génome D. Les *Gossypium* diploïdes ($2n = 26$) comprennent des espèces cultivées ou sauvages, dont certaines ont une garniture chromosomique qui s'apparente à celle des sous-génomes A et D des espèces amphidiploïdes alors que les autres, classées dans les génomes B, C et E ne présentent aucune affinité caryologique évidente vis-à-vis des cotonniers à 52 chromosomes (BEASLEY, 1942).

On a déjà entrepris de remanier le génome des espèces amphidiploïdes en croisant celles-ci avec des représentants diploïdes des génomes A et D (KAMMACHER, 1961). Comme ces travaux ont conduit à des applications économiques intéressantes, on peut se demander s'il est possible d'utiliser de la même façon des croisements entre cotonniers à 52 chromosomes et espèces diploïdes n'appartenant pas à leurs génomes ancestraux. Parmi les géniteurs diploïdes utilisables, *G. anomalum* Waw. et Peyr. est le seul cotonnier sauvage spontané en Afrique de l'Ouest. On est, par conséquent, en droit de suppo-

ser que son utilisation en croisement avec des races modernes de cotonniers tétraploïdes cultivés en Afrique inter-tropicale est susceptible d'améliorer l'adaptation de ceux-ci aux conditions locales, particulièrement sous le rapport de la résistance à la sécheresse. On a déjà remarqué, d'autre part, que l'allohexasploïde artificiel 2 (*G. hirsutum* × *G. anomalum*) possède une fibre de finesse remarquable (BEASLEY et RICHMOND, 1940), ce qui autorise à espérer l'apparition dans sa descendance d'intéressantes propriétés textiles.

D'un point de vue plus théorique, les possibilités évolutives du croisement entre *G. hirsutum* et *G. anomalum* ont déjà été explorées par différents chercheurs (IVENGAR, 1944; DEODIKAR, 1949, 1950; BROWN et MENZEL, 1952). Le résultat de ces investigations autorise à penser notamment que les croisements de retour répétés de l'hybride sur le parent tétraploïde peuvent conduire au transfert des gènes de *G. anomalum* à des chromosomes A et D de *G. hirsutum*, à la substitution de chromosomes A et D par leurs homologues partiels du génome B et à l'addition de chromosomes *anomalum* au caryotype de l'espèce tétraploïde.

Les considérations théoriques et pratiques énumérées ci-dessus nous ont conduits à reprendre et à compléter l'étude du croisement entre les génomes (A D) et B en synthétisant à nouveau l'allohexasploïde 2 (*G. hirsutum* × *G. anomalum*) et en analysant les résultats que sa descendance permet d'obtenir.

MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

LES PARENTS

G. hirsutum possède 52 chromosomes somatiques dont une moitié est homologue du génome A des espèces diploïdes cultivées de *Gossypium* de l'Ancien Monde et l'autre moitié est homologue du génome D des espèces sauvages de *Gossypium* du Nouveau Monde. L'espèce, dont le centre d'origine se situe en Amérique Centrale, se caractérise par une grande diversité morphologique et écologique. Toutes les variétés cultivées modernes de *G. hirsutum* appartiennent au groupe « Upland » dérivé d'une race géographique annuelle et précoce (*G. hirsutum* var. *latifolium*) dont le centre d'origine se trouve au Mexique (HUTCHINSON, 1959).

Cette plante est typiquement un arbuste de 1 à 2 m de haut, annuel ou semi-pérenne, non photopériodique. Les feuilles, aussi larges que longues, sont palmatilobées à trois ou à cinq lobes. Les bractées sont larges et divisées à leur extrémité en sept à douze indentations acuminées. La corolle est plus longue que les bractées et s'épanouit largement. La colonne staminale, courte, porte des anthères sur toute sa longueur. Celles-ci sont disposées en ordre dispersé, les filets supérieurs étant plus longs que les inférieurs et dirigés vers le haut. Le style est court. Les capsules sont arrondies ou ovoïdes, peu ou pas acuminées et possédant de trois à cinq loges (avec une majorité de quatre). La surface de la capsule est lisse et unie, pourvue de glandes en profondeur. Les graines, au nombre de cinq à sept par loge, sont une fois et demie plus longues que larges. Elles sont recouvertes d'une bourre abondante composée de poils celluloseux de 25 à 30 mm de long (chez les variétés du commerce) et généralement aussi d'un duvet dense de 2 à 3 mm de long.

Nous avons utilisé pour nos expériences la variété Acala 442 dans le croisement initial avec *G. anomalum*. Il s'agit d'un Upland à grosses capsules dont plusieurs sélections commerciales à haut rendement sont cultivées à une vaste échelle en Californie et en Arizona. Les croisements de retour de l'hybride sur *G. hirsutum* ont été conduits sur la variété Allen, sélection d'Upland à capsules de taille moyenne qui joue un rôle économique important dans les zones cotonnières de l'Afrique Centrale.

G. anomalum est un cotonnier diploïde qui croît à l'état spontané dans les steppes africaines. Cette plante occupe deux habitats discontinus, l'un au Nord de l'Equateur (du Soudan à l'Erythrée), l'autre au Sud de l'Equateur (de l'Angola au Sud-Ouest Africain). SAUNDERS (1959) a souligné la grande uniformité morphologique de *G. anomalum*, particularité remarquable en raison de la vaste étendue de l'aire de dispersion de l'espèce. BEASLEY (1942) a placé *G. anomalum* dans le génome B de *Gossypium*.

La plante est un buisson grêle de un à deux mètres de haut, avec un nombre réduit de branches. Tous les organes végétatifs sont densément pubescents. Les feuilles sont découpées en trois à cinq lobes

largement ovés. Les bractées, linéaires et étroites, sont en général trifurquées à leur extrémité, rarement entières. La corolle, en forme d'entonnoir, ne s'épanouit largement qu'à l'extrémité des pétales. Ceux-ci, de couleur rosâtre, possèdent à leur base une grande tache rouge magenta. La colonne staminale porte sur toute sa longueur des anthères, souvent disposés en cinq rangs, à filets courts. Les capsules, petites, sont une fois et demie plus longues que larges, parsemées de glandes noires proéminentes formant pustules et généralement trilobées. Chaque loge contient de quatre à six graines. Ces dernières, libres, longues et étroites, sont recouvertes d'une seule couche de soies brunes dont la longueur peut atteindre 10 mm.

L'HYBRIDE

La F₁ a été obtenue à l'état de polyhaploïde ADB en utilisant *G. hirsutum* comme parent femelle. Deux dérivés en ont été obtenus par doublement du nombre chromosomique et par recroisement sur l'espèce cultivée. L'application d'une solution aqueuse de colchicine à 1 %, par dépôts successifs de vingt gouttes, sur un tampon d'ouate placé entre les cotylédons de plantules triploïdes (technique de STEPHENS, 1942), permet d'obtenir plusieurs plantes hexaploïdes de constitution AADDBB. Ces dernières, fécondées par du pollen de *G. hirsutum*, produisant quelques individus pentaploïdes de structure AADD B.

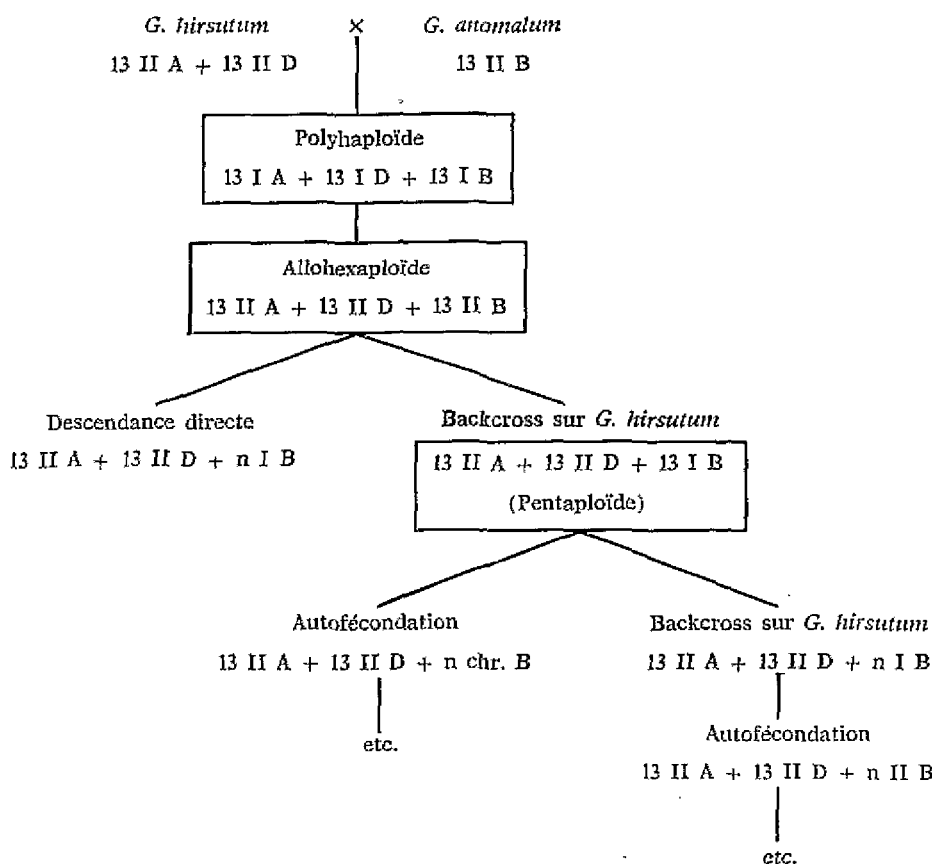
Les triploïdes, hexaploïdes et pentaploïdes diffèrent entre eux beaucoup plus par la vigueur et la fécondité que par les caractères morphologiques. Les triploïdes sont des plantes grêles, d'une hauteur moyenne de 1,50 m, à floraison abondante, complètement stériles. Les hexaploïdes, d'une hauteur de 1,50 m, se caractérisent par un port ramassé, des entre-nœuds courts, des feuilles de grande taille, très épaisses, recroquevillées et rugueuses. Malgré une floraison relativement abondante, les hexaploïdes fournissent difficilement une descendance. Les pentaploïdes, très vigoureux, atteignent 1,80 m de hauteur. Leur fertilité femelle est pratiquement complète et leur fertilité mâle est de 15 % environ. Il est facile d'en obtenir une descendance à la fois par autofécondation et par croisement de retour sur *G. hirsutum*.

Du point de vue de la morphologie, les pentaploïdes, qui ont servi de point de départ aux diverses descendance qui seront décrites dans le cours de ce mémoire, possèdent des caractères intermédiaires entre ceux des parents. La feuille est analogue à celle de *G. hirsutum* par la taille, mais possède la forme de celle de *G. anomalum*. La fleur est semblable à celle de *G. hirsutum* par la taille, la bractée, la colonne staminale et la couleur du pétale, mais possède le macule de *G. anomalum*. La capsule, presque aussi grande que celle de *G. hirsutum*, est lisse comme chez le parent tétraploïde, mais sa forme

triées de manière à donner naissance à des lignées suivies par autofécondation. Les divers modes de filiation employés sont résumés dans le tableau I.

Au cours de cette évolution expérimentale, plusieurs milliers de plantes ont été étudiées. Elles ont été examinées une à une au point de vue de la morphologie. Un certain nombre d'entre elles ont fait l'objet d'une étude caryologique, soit pour préciser les modalités de la ségrégation chromosomique, soit pour établir une relation entre des particularités du phénotype et la présence de chromosomes anormal infiltrés dans le génome de l'espèce tétraploïde.

Les observations caryologiques ont été faites sur les cellules-mères de grains de pollen colorées au carmin acétique après fixation d'anthers au Carnoy. La plupart des observations ont été faites sur la métaphase I. Cependant, le stade de la métaphase II a également été analysé pour l'étude du problème de l'élimination des chromosomes *anomalum* introduits dans le génome de l'espèce tétraploïde.



RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

OBSERVATIONS CARYOLOGIQUES

Appariement chromosomique chez le triploïde, l'hexaploïde et le pentaploïde *hirsutum* × *anomalum*

Devant la grande diversité des images d'appariement à la métaphase I que manifestent les hybrides au stade $3n$, $5n$ et $6n$ nous avons étudié dans chaque matériel un certain nombre de cellules-mères afin de préciser statistiquement les modalités de l'appariement. Ces observations ont été rassemblées dans les tableaux II, III et IV.

Dans les espèces pures de *Gossypium*, les chromosomes, d'une longueur variant de 1,6 à 6 μ , ont des centromères médians ou submédians. Ils se mettent régulièrement en paires à la méiose en formant typiquement à la métaphase I un chiasma complètement terminalisé dans chacun de leurs bras (figure 1). Chez le triploïde *hirsutum* × *anomalum* où les deux génomes parentaux coexistent à l'état haploïde, les modalités de l'appariement traduisent un faible degré d'association hétérogénéique (tableau II).

TABLEAU II

Associations observées à la métaphase I
de la méiose du triploïde *hirsutum*-*anomalum*
($2n = 39$)

| Type d'association | Nombre de cellules-mères |
|----------------------------|--------------------------|
| 2 II 35 I | 2 |
| 3 II 35 I | 1 |
| 4 II 31 I | 2 |
| 5 II 29 I | 9 |
| 6 II 27 I | 8 |
| 7 II 26 I | 11 |
| 8 II 23 I | 17 |
| 9 II 21 I | 5 |
| 10 II 19 I | 1 |
| 12 II 15 I | 2 |
| 2 II 31 I 1 IV | 2 |
| 3 II 30 I 1 III | 3 |
| 3 II 27 I 2 III | 1 |
| 3 II 29 I 1 IV | 2 |
| 4 II 23 I 1 III | 2 |
| 5 II 26 I 1 III | 11 |
| 6 II 24 I 1 III | 3 |
| 7 II 22 I 1 III | 3 |
| 8 II 20 I 1 III | 4 |
| 8 II 19 I 1 IV | 1 |
| 8 II 16 I 1 III 1 IV | 1 |
| 9 II 18 I 1 III | 2 |

Cellules à nombre anormal de chromosomes :

- Deux cellules à 7 II 18 I ;
- Une cellule à 4 II 23 I ;
- Une cellule à 39 II

Appariement moyen : 24,88 I 6,44 II 0,32 III 0,06 IV
(estimé sur 95 cellules-mères).

Nombre moyen de chiasmas par bivalent = 1,09
(estimé sur 651 bivalents).

Un petit nombre de cellules manifestent un appariement se rapprochant sensiblement du maximum possible de 13 II, mais les paires formées par l'association d'un chromosome *hirsutum* et d'un chromosome *anomalum* présentent rarement plus d'un chiasma (fig. 2). Les multivalents qui se manifestent occasionnellement représentent des appariements hétérogénéiques impliquant des chromosomes des trois génomes A, D et B. Aucun appariement de nature non-chiasmatique n'a été observé chez le triploïde ADB.

Chez l'hexaploïde, la méiose présente quelques irrégularités d'appariement (tableau III), mais les moyennes observées de fréquences de bivalents et de chiasmas par bivalent correspondent de très près aux résultats prévisibles dans l'hypothèse d'un appariement complètement homogénéique, qui aboutit à la formation régulière de 39 bivalents (fig. 3 et 4).

TABLEAU III

Associations observées à la métaphase I
de la méiose chez l'hexaploïde *hirsutum*-*anomalum*
($2n = 78$)

| Type d'association | Nombre de cellules-mères |
|----------------------------|--------------------------|
| 39 II | 11 |
| 38 II 2 I | 7 |
| 37 II 1 IV | 1 |
| 37 II 4 I | 5 |
| 36 II 3 I 1 III | 1 |
| 35 II 2 IV | 1 |
| 35 II 8 I | 1 |
| 34 II 10 I | 1 |
| 33 II 5 I 1 III 1 IV | 1 |
| 32 II 7 I 1 III 2 IV | 1 |
| 32 II 11 I 1 III | 1 |
| 31 II 12 I 1 IV | 1 |

Appariement moyen : 37,03 II 2,81 I 0,13 III 0,22 IV
(estimé sur 32 cellules-mères).

Nombre moyen de chiasmas par bivalent = 1,95
(estimé sur 278 bivalents).

Chez le pentaploïde AADDB, la garniture chromosomique de *G. hirsutum* voit restauré son état disomique, alors que celle de *G. anomalum* est maintenue à l'état hémizygote. On doit, par conséquent, s'attendre, chez un tel organisme, à observer un appariement de formule 26 II 13 I. Les faits s'accordent bien avec cette situation théorique (tableau IV), l'anomalie la plus notable étant représentée par des trivalents nés de l'association aléatoire d'un chromosome *anomalum* et d'une paire de chromosomes *hirsutum* (fig. 5).

TABLEAU IV

Associations observées à la métaphase I
de la méiose chez le pentaploïde *hirsutum-anomalum*
($2n = 65$)

| Type d'association | Nombre de cellules-mères |
|-----------------------------|--------------------------|
| 26 II 13 I | 22 |
| 26 II 7 I 1 VI | 1 |
| 26 II 10 I 1 III | 4 |
| 27 II 8 I 1 III | 2 |
| 27 II 11 I | 3 |
| 25 II 9 I 2 III | 1 |
| 25 II 12 I 1 III | 3 |
| 25 II 6 I 3 III | 1 |
| 25 II 8 I 1 III 1 IV | 1 |
| 24 II 8 I 3 III | 2 |
| 24 II 11 I 2 III | 4 |
| 24 II 10 I 1 III 1 IV | 1 |
| 23 II 10 I 3 III | 1 |
| 19 II 7 I 5 III 1 V | 1 |

Cellules à nombre anormal de chromosomes : deux cellules à $35 II + I III$.

Appariement moyen : 11,23 I 25,47 II 0,81 III 0,04 IV 0,02 V (estimé sur 47 cellules-mères).

Nombre moyen de chiasmas par bivalent = 1,97 (estimé sur 703 bivalents).

L'étude comparée de la caryologie de l'hybride triploïde et de ses dérivés hexaploïde et pentaploïde, montre que l'affinité entre les chromosomes des deux parents est très faible. Le degré d'appariement hétérogénéité, estimé à partir des fréquences moyennes de bivalents chez le triploïde, de trivalents chez le pentaploïde et de quadrivalents chez l'hexaploïde, s'atténue très fortement à mesure que s'élève le niveau de ploïdie. Au niveau hexaploïde, l'appariement est presque totalement de nature homogénéité par suite d'associations préférentielles qui traduisent une forte tendance au maintien des distinctions entre les génomes parentaux.

Constitution caryologique de la descendance directe de l'hexaploïde et du pentaploïde

Dans nos conditions d'expérimentation, les plantes hexaploïdes *hirsutum* × *anomalum* de première génération, n'ont fourni aucune descendance par autofécondation artificielle. Par contre, nous avons obtenu sur trois de ces plantes F_1 plusieurs capsules non autofécondées. Ce matériel permit de constituer une population de première génération composée de 138 plantes dont 65 furent analysées cytologiquement (tableau V), de manière à préciser leur nombre chromosomique. Cette population se caractérise par une très grande hétérogénéité dans les caractères morphologiques et par un niveau de fertilité en général très médiocre.

L'interprétation des données caryologiques du tableau V doit tenir compte du fait que le matériel observé ne représente pas une descendance légitime de la F_1 . En effet, les graines dont il est issu sont le résultat de la fécondation libre de plantes à 78 chromosomes environnées de plantes pentaploïdes AADDB et de plantes de l'espèce *G. hirsutum*. Cependant, l'autofécondation stricte a joué un rôle dans la création de cette F_2 puisque 11 des 65 individus analysés cytologiquement n'ont pu être produits que par ce moyen.

Les résultats du tableau V montrent que les hexaploïdes *hirsutum-anomalum* sont incapables de transmettre uniformément à leur descendance leur structure caryologique. Une ségrégation chromosomique se manifeste en F_2 contrairement à ce que pouvait faire supposer la relative régularité de l'appariement en F_1 (tableau III). Cette ségrégation n'affecte que les chromosomes apportés par l'espèce diploïde, car toutes les descendance possèdent au moins 26 paires de chromosomes, fait qui met en évidence la stabilité du matériel caryologique apporté par *G. hirsutum*.

TABLEAU V

Classes caryologiques obtenues
dans la descendance de l'hexaploïde
hirsutum-anomalum.

| Classes caryologiques | Nombre de chromosomes | Nombre d'individus |
|--------------------------------|-----------------------|--------------------|
| (appariement à la métaphase I) | | |
| 26 II | 52 | 2 |
| 26 II 1 I | 53 | 1 |
| 26 II 2 I | 54 | 2 |
| 26 II 3 I | 55 | 1 |
| 26 II 4 I | 56 | 8 |
| 26 II 5 I | 57 | 1 |
| 26 II 6 I | 58 | 2 |
| 26 II 7 I | 59 | 8 |
| 26 II 8 I | 60 | 2 |
| 26 II 9 I | 61 | 1 |
| 26 II 10 I | 62 | 1 |
| 26 II 11 I | 63 | 2 |
| 26 II 12 I | 64 | 2 |
| 26 II 13 I | 65 | 21 |
| 28 II | 56 | 1 |
| 39 II | 78 | 10 |
| Total | | 65 |

Le génome B se montre donc peu compétitif par rapport au génome de *G. hirsutum* et tend à être éliminé chez l'hybride F_1 ($6n$) à un stade postérieur à la métaphase I, point qui sera discuté plus loin. Cependant, il convient de remarquer que l'élimination du génome B ne conduit pas à la restauration

brutale du niveau tétraploïde, car la classe caryologique la plus abondante en F_2 correspond à la structure pentaploïde AADDB, qui est l'exact intermédiaire entre l'hexaploïde AADDBB et le tétraploïde AADD. De plus, la descendance de l'hexaploïde comprend en abondance des individus hyperploïdes possesseurs d'un nombre variable de chromosomes *anomalum* en sus de la garniture héritée du parent tétraploïde.

La ségrégation chromosomique du génome B dans l'hexaploïde peut rendre compte de la variabilité qui apparaît en seconde génération à la fois dans la morphologie et dans la fécondité. Il est à remarquer que c'est précisément la fraction hexaploïde de la F_2 qui manifeste le plus haut degré de stérilité.

Nous avons, par ailleurs, étudié une F_2 obtenue par autofécondation de plantes pentaploïdes AADDB. Ce matériel présente un degré d'autostérilité moins accusé que les plantes à 78 chromosomes et il est possible d'en obtenir une descendance par autofécondation. Nous avons pu, de la sorte, constituer une petite population de 46 individus d'origine $5n \times 5n$, dont 18 furent analysés caryologiquement (tableau VI).

TABLEAU VI
Classes caryologiques obtenues
dans la descendance du pentaploïde
hirsutum-anomalum autofécondé.

| Classes caryologiques | Nombre de chromosomes | Nombre d'individus |
|-----------------------|-----------------------|--------------------|
| 26 II | 52 | 2 |
| 26 II 1 I | 53 | 1 |
| 26 II 2 I | 54 | 1 |
| 26 II 3 I | 55 | 2 |
| 26 II 4 I | 56 | 4 |
| 26 II 5 I | 57 | 1 |
| 26 II 6 I | 58 | 2 |
| 26 II 7 I | 59 | 2 |
| 26 II 8 I | 60 | 1 |
| 26 II 9 I | 61 | 1 |
| 35 II | 70 | 1 |
| | Total | 18 |

On a vu, plus haut (tableau IV), qu'à la méiose des pentaploïdes, les 52 chromosomes *hirsutum* se mettent régulièrement en paires alors que les 13 chromosomes *anomalum* subissent une ségrégation aléatoire. Les gamètes formés par les pentaploïdes peuvent donc porter de 26 à 39 chromosomes, ce qui laisse prévoir au niveau des zygotes nés de leur conjonction au hasard l'apparition d'une gamme de nombres chromosomiques variant de $2n = 52$ à $2n = 78$. Malgré le petit nombre de cas analysés, il n'est pas apparent que l'addition de paires de chromosomes *anomalum* au caryotype de *G. hirsutum*, phénomène susceptible, théoriquement, de se pro-

duire dans un certain nombre de situations, soit facilement réalisable par autofécondation d'individus à structure AADDB.

Les résultats observés dans la descendance autofécondée des hexaploïdes et pentaploïdes montrent que le caryotype de *G. hirsutum* tolère dans une large mesure l'infiltration de monosomes *anomalum* mais manifeste une grande incompatibilité vis-à-vis de ces éléments allogènes lorsqu'ils sont présents à l'état de paires d'homologues.

Cette particularité du matériel d'étude est de la plus grande importance pour la poursuite des travaux sur l'introggression expérimentale dans le croisement *hirsutum-anomalum*. Elle empêche, certes, d'obtenir directement des descendance à 26 paires de chromosomes *hirsutum* + n paires *anomalum* par autofécondation de formes hybrides où les génomes parentaux coexistent au complet. Ce résultat peut-il être atteint plus facilement à partir d'individus à petit nombre de chromosomes surnuméraires? Pour pouvoir répondre à cette question, il est nécessaire de créer le matériel approprié à l'étude. On a vu qu'il est possible de l'obtenir dans la descendance d'hybrides à 65 et à 78 chromosomes. Toutefois, l'autofécondation des hexaploïdes et des pentaploïdes ne permet pas d'obtenir de descendance abondantes et ne constitue pas un moyen facile de fabriquer des plantes hyperploïdes. Comme on le verra ci-dessous, ce résultat s'atteint beaucoup plus facilement par le recroisement du pentaploïde sur *G. hirsutum*.

Scission du génome *anomalum* par le croisement de retour AADDB \times *G. hirsutum*

La fécondité femelle élevée des pentaploïdes AADDB permet d'obtenir à partir de ces plantes une descendance d'effectif élevé par emploi de pollen *hirsutum*. Nous avons étudié une population de 400 individus obtenue par ce procédé, dont la fraction la plus fertile a été analysée caryologiquement. Les observations cytologiques effectuées sur 86 individus sont résumées dans le tableau VII.

Cette expérience permet d'étudier la ségrégation chromosomique dans les ovules des pentaploïdes. On constate, d'après l'échantillonnage analysé, que les quatorze phénotypes caryologiques possibles par ségrégation des treize chromosomes *anomalum* portés par le pentaploïde sont effectivement recouverts suivant des fréquences variées, particularité sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Il est intéressant de remarquer que ces phénotypes chromosomiques peuvent correspondre, pour une même classe, à des associations très variées d'univalents *anomalum*. Le phénotype 26 II 4 I, par exemple, correspond à 715 génotypes différents possibles. Le nombre total des combinaisons de un à treize chromosomes surnuméraires que peut produire la ségrégation du pentaploïde AADDB est de 8191, ce qui montre à quel degré de diversité peut conduire le simple fait de recroiser l'hybride $5n$ avec son parent tétraploïde.

TABLEAU VII

Distribution des classes caryologiques obtenues dans le croisement de retour pentaploïde \times *hirsutum*.

| Classes caryologiques (d'après l'appariement à la métaphase I) | Nombre de chromosomes | Nombre d'individus observés | Fréquences théoriques | |
|--|-----------------------|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | Hypothèse $(1/2 + 1/2)^m$ | Hypothèse $(1/4 + 3/4)^m$ |
| 26 II | 52 | 6 | — | 2,06 (2,4 %) |
| 26 II 1 I | 53 | 9 | 0,17 (0,2 %) | 8,86 (10,3 %) |
| 26 II 2 I | 54 | 9 | 0,86 (1,0 %) | 17,72 (20,6 %) |
| 26 II 3 I | 55 | 14 | 3,01 (3,5 %) | 21,67 (25,2 %) |
| 26 II 4 I | 56 | 17 | 7,48 (8,7 %) | 18,06 (21,0 %) |
| 26 II 5 I | 57 | 9 | 13,50 (15,7 %) | 10,84 (12,6 %) |
| 26 II 6 I | 58 | 8 | 17,93 (20,9 %) | 4,82 (5,6 %) |
| 26 II 7 I | 59 | 5 | 17,93 (20,9 %) | 1,55 (1,8 %) |
| 27 II 8 I | 60 | 6 | 13,50 (15,7 %) | 0,34 (0,4 %) |
| 26 II 9 I | 61 | 2 | 7,48 (8,7 %) | 0,08 (0,1 %) |
| 26 II 10 I | 62 | — | 3,01 (3,5 %) | — |
| 26 II 11 I | 63 | — | 0,86 (1,0 %) | — |
| 26 II 12 I | 64 | — | 0,17 (0,2 %) | — |
| 26 II 13 I | 65 | 1 | — | — |
| Total | | 86 | 86 (100 %) | 86 (100 %) |

Estimation du taux de transmission des chromosomes *anomalum* dans le contexte génétique *hirsutum*

Les considérations précédentes montrent que le transfert à *G. hirsutum* de chromosomes *anomalum* en nombre variable est possible, mais que l'analyse génétique de ces structures d'addition risque de devenir malaisée lorsque les adjonctions sont importantes. Il importe donc de simplifier le problème au niveau le plus accessible à l'expérimentation, ce qui conduit à diriger les travaux vers l'étude de l'addition d'un seul chromosome *anomalum* à la fois au génome *hirsutum*. La manière dont un chromosome particulier *anomalum* peut se transmettre d'une génération à l'autre dans le contexte génétique de l'espèce tétraploïde est une donnée très importante à considérer dans cet aspect de l'introgession.

Les observations cytologiques, qui portent ici exclusivement sur le gamétophyte mâle, donnent des renseignements sur les mouvements des chromosomes *anomalum* dans les étapes de la méiose qui préparent à la formation des microspores. On constate que les univalents *anomalum* participent rarement à la congression des chromosomes *hirsutum*, à moins d'être accrochés à ceux-ci par un chiasma accidentel à la prophase. A la métaphase I, ils se placent généralement à la périphérie de la masse fusoriale, sans que leurs centromères manifestent une orientation nettement polarisée. A l'anaphase I, ils manifestent des mouvements qui ne sont pas coordonnés avec ceux des chromosomes *hirsutum*. Ils peuvent donc arriver aux pôles du fuseau avant ou après les chromosomes du génome qui les a reçus et être exclus des noyaux fils à l'interphase (fig. 14). Une discordance analogue de mouvements peut les faire éliminer dans le courant de

la division équationnelle et il arrive qu'au stade tétrades ils soient inclus dans des micronoyaux destinés à disparaître. L'anaphase II est le stade de la méiose le plus favorable à l'observation de l'élimination des chromosomes surnuméraires. L'étude de 98 méiocytes en anaphase II chez des plantes à 53 chromosomes, a montré que dans quarante-quatre cas l'élément surnuméraire reste à la traîne et ne s'incorpore à aucun des deux fuseaux de seconde division. Il semble donc, d'après cet échantillonnage, qu'au terme de la méiose la probabilité pour un chromosome *anomalum* donné de faire partie d'une microspore soit de l'ordre de 27 %.

Nous n'avons pas de renseignements sur le comportement de ces univalents *anomalum* dans le mégagamétophyte, mais il a été possible d'estimer directement le taux de transmission d'un chromosome *anomalum* particulier dans le backcross pentaploïde \times *hirsutum*. La fleur de l'espèce diploïde possède à la base du pétale une tache rouge de grande taille. Ce caractère est déterminé par un seul gène (SLOW, 1941) et constitue un excellent marqueur pour la transmission du chromosome qui le porte, car il est très visible même à l'état hémizygote. Nous avons observé que sur 313 plantes du backcross pentaploïde \times *hirsutum* parvenues à floraison, 75 possédaient le caractère de tache du pétale. Cette ségrégation signifie que le taux de transmission du chromosome marqué par ce caractère n'est que de 24 % dans les ovules du pentaploïde.

Ce taux de transmission est très voisin de la valeur de 27 % mise en évidence par l'étude du gamétophyte mâle de plantes à 53 chromosomes. Ces valeurs sont très inférieures au taux de transmission idéal de 50 % et on peut, en première approximation, admettre que le taux de transmission d'un chromosome *anomalum* particulier par le pollen et par les ovules est de l'ordre de 25 %.

Si nous retournons aux données du tableau VII, nous remarquons que la distribution des classes caryologiques est dissymétrique et n'est pas conforme à la loi donnée par le développement du binôme $(1/2 + 1/3)^{10}$ attendu dans l'hypothèse d'une transmission régulière de chacun des treize chromosomes de l'espèce diploïde. Si, par contre, on admet que le taux de transmission de chacun de ces éléments est de 25 %, on est amené à construire une distribution des fréquences théoriques des diverses classes caryologiques basée sur le développement du binôme $(1/4 + 3/4)^{10}$; cette distribution théorique est beaucoup plus en accord que la précédente avec les fréquences expérimentales, compte tenu de la faible importance de la population analysée. Il semble donc plausible d'admettre que les chromosomes *anomalum* portés par des descendance du croisement *hirsutum-anomalum* ne soient transmis d'une génération à l'autre que suivant une probabilité inférieure de moitié à celle prévisible dans l'attente d'une ségrégation régulière et que cette élimination se produise à la gamétogénèse.

Phénomènes caryologiques observés dans la descendance de plantes hyperploïdes

La preuve étant faite qu'il est possible d'infiltrer dans le génome de *G. hirsutum* des chromosomes individuels *anomalum* et que ceux-ci peuvent se transmettre d'une génération à la suivante, nous examinerons si ces additions peuvent être obtenues à l'état disomique par autofécondation. Ce résultat est en effet la condition préalable à l'établissement de lignées stables d'addition susceptibles de perpétuer de façon uniforme les modifications dues à l'apport génétique de l'espèce diploïde.

L'étude a porté sur 557 individus, issus de l'autofécondation de diverses plantes hyperploïdes porteuses de un à cinq chromosomes *anomalum*, obtenues dans la population de backcross pentaploïde \times *anomalum* et de l'autofécondation d'une plante à 28 paires de chromosomes apparue dans la descendance d'un hexaploïde. 129 de ces plantes ont été analysées cytologiquement. La distribution de leurs caryotypes est donnée dans le tableau VIII. Nous décrirons ci-dessous les principaux faits mis en évidence dans ce travail.

a) - OBTENTION DE L'ÉTAT DISOMIQUE POUR CERTAINS CHROMOSOMES *anomalum*.

Le tableau VIII montre que 16 individus à 27 paires de chromosomes ont été décelés dans les descendance autofécondées de diverses souches du croisement de retour $5n \times 4n$. Ce fait prouve que les additions de chromosomes *anomalum* peuvent être converties de l'état d'univalents à l'état de paires, par l'intermédiaire de l'autofécondation, d'une manière relativement fréquente, à condition que la souche mère soit porteuse d'un petit nombre de chromosomes surnuméraires. Nous reviendrons plus loin sur le côté statistique de cet événement et nous insisterons ici sur l'aspect proprement caryologique du phénomène. Nous avons obtenu plusieurs cas où le bivalent surnuméraire s'intègre d'une manière si parfaite au génome récepteur qu'il est difficile de le reconnaître du reste du caryotype (fig. 7). Par contre, il arrive le plus souvent que la paire de chromosomes surnuméraires soit aisément reconnaissable du fait que ses éléments s'apparient de manière irrégulière ou restent à l'écart du groupement formé par les chromosomes *hirsutum* à la métaphase I (fig. 11 et 15).

TABLEAU VIII

Analyse caryologique de la descendance autofécondée d'individus hyperploïdes obtenus à partir du croisement *G. hirsutum* \times *G. anomalum*

| Origine de la plante-mère | Désignation et formule caryologique de la plante-mère | Classes caryologiques observées dans la descendance et nombre correspondant d'individus | | | | | | | | Nombre d'individus |
|------------------------------|---|---|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|--------------------|
| | | 26 II | 26 II 1 I | 26 II 2 I | 26 II 3 I | 26 II 4 I | 27 II | 27 II 1 I | 28 II 2 I | |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 895 : 26 II 1 I | 10 | 13 | | | | | | | 23 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 1005 : 26 II 1 I | 5 | 3 | | | | | | | 8 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 1166 : 26 II 1 I | 5 | | | | | 2 | | | 7 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 1172 : 26 II 1 I | 7 | 6 | | | | 7 | | | 20 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 990 : 26 II 2 I | 1 | 6 | | | | 1 | | | 8 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 1124 : 26 II 2 I | 9 | 14 | 1 | 1 | | 1 | 2 | | 28 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 1193 : 26 II 2 I | 1 | 1 | 1 | | | 2 | | | 5 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 1137 : 26 II 4 I | 6 | 4 | | | | 3 | | | 13 |
| 5 n \times <i>hirsutum</i> | H 1131 : 26 II 5 I | | | 4 | 1 | 1 | | 1 | 1 | 8 |
| 6 n autofécondé | H 1155 : 28 II | 6 | | | | | 3 | | | 9 |
| Total | | 50 | 47 | 6 | 2 | 1 | 19 | 3 | 1 | 129 |

Nous avons observé aussi que plusieurs de ces plantes à 27 paires de chromosomes manifestent une grande instabilité d'une cellule-mère à l'autre au cours de la méiose. Le vingt-septième bivalent n'apparaît pas dans certaines cellules en métaphase I, fait qui donne à penser qu'une élimination peut se produire dès la prophase. D'autre part, le bivalent additionnel, qui ne s'intègre pas toujours régulièrement à la plaque équatoriale à la métaphase I, obéit mal au synchronisme qui règle la séparation des chromosomes *hirsutum* à la fin de la division hétérotypique. L'observation de nombreuses figures d'anaphase I et de télophase I a montré qu'effectivement les chromosomes *anomalum* à l'état de paires sont sujets à une élimination consécutive à ces disharmonies de mouvements, d'une manière très semblable à celle qui a été décrite plus haut concernant la perte d'univalents.

L'état disomique que les chromosomes *anomalum* peuvent atteindre par autofécondation ne constitue donc pas nécessairement une nouveauté génétique stable. L'autoreproductibilité de cette situation n'est pas un fait acquis d'emblée, comme le démontre l'analyse de quelques individus provenant d'une plante à 28 II (tableau VIII); la diversité des formules caryologiques observées démontre une tendance marquée à l'élimination de l'une ou de l'autre des paires de chromosomes surnuméraires.

La perpétuation de l'état disomique pourra donc poser un problème pour certains chromosomes *anomalum*, non seulement du fait d'une certaine instabilité méiotique, mais aussi en raison de la dépression de vigueur et de fécondité qu'entraîne souvent leur addition au caryotype de *G. hirsutum*.

b) - PHÉNOMÈNES D'APPARIEMENT HÉTÉROGÉNÉTIQUE.

L'addition de chromosomes entiers constitue la forme la plus remarquable de l'introgession de matériel génétique de *G. anomalum* dans l'espèce tétraploïde. D'autres modifications héréditaires peuvent cependant naître du croisement entre les deux espèces par suite d'accidents cytologiques.

Les 47 plantes à 53 chromosomes obtenues dans la descendance autofécondée des produits du backcross $5n \times 4n$ (tableau IX) ont été examinées d'une façon détaillée au point de vue de leur mode d'appariement à la métaphase I. La moyenne des observations sur 349 cellules-mères de pollen très lisibles s'établit comme suit: 25,907 II 0,954 I 0,046 III 0,023 IV.

L'étude des multivalents formés par des liaisons chiasmiques indiscutables montre que les chromosomes *anomalum* isolés peuvent s'apparier avec les bivalents *hirsutum* dans un microsporocyte environ sur 22. Il est à noter que la fréquence de trivalents rapportée ci-dessus est environ le treizième de celle mesurée au cours de l'analyse de l'appariement chez le pentaploïde (tableau IV). Les probabilités d'appariement hétérogénétique seraient donc approximativement les mêmes pour chacun des treize chromosomes *anomalum*; cette constatation trouve une confirmation dans le fait déjà signalé (tableau III) que chez le tripléide *hirsutum-anomalum* l'appariement hétérogénétique maximum possible est très proche de la valeur de treize bivalents.

Il est donc hors de doute que les chromosomes *anomalum* peuvent occasionnellement échanger du matériel cytologique avec des chromosomes *hirsutum*. Cette situation doit nécessairement se traduire de temps à autre par la naissance de chromosomes nouveaux formés de segments d'ascendance différente.

Certains faits expérimentaux donnent à penser qu'il en est bien ainsi. On trouve en effet dans les métaphases hétérotypiques de plantes des générations avancées de l'hybride *hirsutum-anomalum* des bivalents *hirsutum* hétéromorphiques, ou porteur de bras libres de chromosomes, signe d'un arrêt de terminalisation lié à la présence d'un segment différentiel (fig. 8 et 15). Le même matériel est porteur occasionnellement d'anneaux fermés de quatre chromosomes. Les translocations réciproques dont ces images traduisent la présence sont à considérer comme une autre conséquence des appariements hétérogénétiques qui se produisent quelquefois dans l'histoire de l'hybride *hirsutum-anomalum* (fig. 16).

c) - PHÉNOMÈNES DE NON-DISJONCTION.

Le fonctionnement de la garniture chromosomique de *G. hirsutum* n'est pas affecté en règle générale par la coexistence des chromosomes *anomalum*. Toutefois, on observe des cas de non-disjonction de chromosomes *hirsutum* qui, pour rares qu'ils soient, n'en ont pas moins une signification génétique importante. Cette anomalie se produit généralement à la suite de la formation de trivalents par liaison chiasmatisque entre un chromosome *anomalum* et un bivalent *hirsutum*. Ces multivalents s'orientent à la métaphase I de façon très diverse (fig. 4 et 5), ce qui peut avoir pour conséquence que deux chromosomes homologues *hirsutum* passent au même pôle à l'anaphase I. La non-disjonction peut aussi résulter d'une désorganisation provoquée par l'introduction d'un chromosome *anomalum* dans la plaque équatoriale formée par les chromosomes *hirsutum* à la métaphase I (fig. 9).

Cet événement peut amener deux sortes de conséquences: d'une part, la duplication de chromosomes *hirsutum* et, d'autre part, la substitution de chromosomes *hirsutum* par des chromosomes *anomalum*. Des faits expérimentaux sont venus montrer que ces phénomènes sont assez fréquents. Nous en donnons deux exemples.

La plante H1124 signalée dans le tableau VIII porte deux monosomes surnuméraires très différents par la taille, dont la ségrégation simultanée a été étudiée dans sa descendance autofécondée. Le plus grand d'entre eux est précisément celui qui porte le locus de la tache du pétale *anomalum*. Dans cette descendance de H1124, la présence d'un grand univalent a toujours été associée à l'existence de la tache sauf chez la plante portant le n° I3289. Cette dernière a une fleur de type *hirsutum* bien que possédant 53 chromosomes. De plus, ses cellules-mères de pollen manifestent une fréquence de trivalents très élevée. Ce fait génétique et ce fait cytologique indiquent que le chromosome en surnombre n'est pas un univalent *anomalum*, mais la réplique d'un des chromosomes de la garniture *G. hirsutum*. Nous nous trouvons ici en présence d'un cas de duplica-

tion qui a vraisemblablement à son origine un gamète exceptionnel à 27 chromosomes *hirsutum*, produit par la plante H1124.

D'autre part, le tableau VIII montre qu'un des descendants de la plante H1131 possède deux chromosomes de plus que la garniture normale de *G. hirsutum*. Cette souche, qui porte le n° I 3365, montre dans la plupart de ses cellules-mères une image de 25 II 4 I (fig. 10). Lorsque le vingt-sixième bivalent est présent, il est toujours très atténué et d'aspect inhabituel (fig. 11). Ce cas peut s'interpréter par une double modification du caryotype *hirsutum* : d'une part l'addition de deux univalents *anomalum* et, d'autre part, substitution d'un chromosome *hirsutum* par un chromosome *anomalum* ayant pour résultat la formation d'une paire de chromosomes imparfaitement conjonctive.

d) ALTÉRATION D'UN CHROMOSOME *anomalum*.

Les chromosomes *anomalum* transmis d'une génération à l'autre chez les hybrides à l'état d'univalents semblent en général se reproduire identiquement à eux-mêmes sans que leur structure soit visiblement altérée. Nous avons toutefois observé une intéressante exception à cette règle.

Il se trouve que la ségrégation chromosomique de la descendance de la plante H1124 qui met en évidence une altération du caryotype de *G. hirsutum* fournit également un exemple de modification naturelle de la structure d'un chromosome *anomalum*. Le petit univalent porté par la plante-mère semble être le résultat d'un remaniement important d'un chromosome normal *anomalum*, car son aspect est celui d'un fragment centrique (fig. 12). Il se retrouve dans 8 des 23 individus analysés cytologiquement de la descendance autofécondée de H1124. Dans quatre de ces plantes, il a un aspect analogue à celui observé chez la plante-mère, dans deux autres plantes il donne un très petit bivalent et, dans une autre, il produit régulièrement un anneau fermé (fig. 13). Enfin, dans une dernière plante, il donne lieu à un dédoublement de deux petits éléments qui ne s'appartiennent pas.

Le mécanisme de cette altération reste encore à élucider, mais ce cas montre une analogie frappante avec celui des chromosomes - anneaux instables déjà signalé chez le maïs et la *Drosophile* (HINTON, 1957; SCHWARTZ, 1958). MC CLINTOCK (1938) a montré dans le cas du maïs que de tels chromosomes peuvent augmenter de taille par duplication d'un segment de l'anneau original, diminuer de taille par perte d'une section, se dédoubler ou disparaître complètement.

L'aspect très symétrique de ce chromosome *anomalum* dans la plante H1124 et le comportement de sa descendance donnent à penser qu'on a affaire à un isochromosome né d'une division accidentelle d'un univalent. BROWN (1958) a montré que ce phénomène est possible chez *Gossypium* et donne lieu à des anomalies héréditaires diverses, parmi lesquelles précisément la formation de chromosomes-anneaux. On peut donc attribuer à une cause de cette nature l'altération d'un univalent *anomalum* rencontrée ici.

OBSERVATIONS GÉNÉTIQUES

L'étude caryologique de la descendance autofécondée de certains individus de la F_1 du croisement de retour pentaploïde \times *hirsutum* a révélé que la transmission d'univalents *anomalum* est possible à la fois par les ovules et par le pollen; compte tenu de ce que le taux de transmission est inférieur de moitié environ à la valeur maximum possible, on peut escompter obtenir par autofécondation l'état disomique pour des chromosomes *anomalum*, avec d'autant plus de chances de succès que le nombre d'univalents portés par la plante-mère est moins élevé.

L'étude de la descendance du backcross pentaploïde \times *hirsutum* s'est poursuivie, conformément à la direction suggérée par les résultats caryologiques, par l'analyse de la descendance autofécondée d'individus de la F_2 dont le caryotype ne diffère de la garniture chromosomique de *G. hirsutum* que par l'existence d'un seul chromosome surnuméraire; la descendance de plusieurs plantes à 27 II a été examinée, par ailleurs, pour étudier génétiquement la stabilité de l'état disomique. Comme l'analyse de la troisième génération issue du croisement de retour pentaploïde-*hirsutum* a révélé que la présence de certains chromosomes *anomalum* est décelable d'après le phénotype des individus porteurs, les observations effectuées à ce niveau d'évolution du matériel ont porté essentiellement sur la ségrégation des caractères liés à l'addition monosomique ou disomique. Certaines plantes ont été analysées cytologiquement pour préciser la relation entre l'apparition de caractères originaux et le caryotype.

Effets phénotypiques de l'addition de chromosomes particuliers *anomalum* au génome de *G. hirsutum*

L'étude des familles F_2 obtenues à partir de plantes F_1 à 53 chromosomes somatiques, a permis de mettre en évidence sept familles d'addition distinctes. Pour la commodité de l'exposé, nous attribuerons un numéro d'ordre aux différents chromosomes *anomalum* étudiés qui seront définis ci-dessous par les caractères associés à leur présence dans le génome de l'espèce tétraploïde.

Chromosome n° 1. — Ce chromosome est porteur du caractère de pigmentation de la base du pétale de *G. anomalum* (fig. 19). Lorsqu'il est présent à un exemplaire, il n'apporte pas d'autre modification apparente que le caractère de coloration du pétale, sinon un léger retard dans le début de la floraison par rapport aux plantes orthoploïdes. Les plantes porteuses du chromosome n° 1 à l'état disomique ne diffèrent pas du type hémizygote en ce qui concerne la tache du pétale, mais sont reconnaissables par le port général, la feuille assez petite et plus divisée que la normale, la forme plus étroite de la bractée et la taille réduite de la capsule; leur fertilité est plus faible que celle des plantes à addition simple.

Chromosome n° 2. — Ce chromosome, à l'état monosomique, se décele par une forme de capsule plus globuleuse que chez un *G. hirsutum* typique (fig. 20); l'état disomique correspond à une modification plus marquée encore de la forme de la capsule, qui devient par surcroît de taille réduite, et à une fertilité médiocre.

Chromosome n° 3. — Le monosomique se reconnaît à la modification de l'aspect et de la couleur de la feuille. Le limbe est épais et devient vert glauque. L'état disomique accentue ces deux caractères, en même temps que la feuille devient plus petite et cassante; sa forme est plus arrondie que chez *G. hirsutum* (fig. 21). D'autres modifications interviennent dans le port de la plante (branches monopodiales et sympodiales faisant un angle aigu avec la tige principale), dans la capsule, dont la taille est réduite et dont la surface est parsemée de glandes profondément enfoncées, et dans la fleur (corolle en forme de tube, anthères indéhiscentes). Le disomique est très peu fertile.

Chromosome n° 4. — Le monosomique et le disomique ne diffèrent l'un de l'autre ni par leur effet phénotypique, ni par la fertilité. La modification morphologique porte sur la localisation de l'insertion des fleurs dont le pédoncule s'attache non plus à l'aisselle d'une feuille, mais sur un entre-nœud (fig. 22). Les fleurs, très nombreuses, sont serrées en grappes. Les capsules, aussi grosses que chez *G. hirsutum*, sont deux fois plus longues que larges. Les plantes sont très prolifiques et leur port est plus élancé que chez *G. hirsutum*.

Chromosome n° 5. — (Fig. 23). Le monosomique porte des feuilles plus petites que chez *G. hirsutum* et dont la forme rappelle celle des feuilles de *G. anomalum*, des bractées étroites dont les indentations sont moins nombreuses et moins divisées que chez *G. hirsutum* et des capsules de taille légèrement

réduite. La présence du chromosome n° 5 est également associée à une coloration brune de la fibre. Le disomique se reconnaît du monosomique à l'accentuation de tous ces caractères et à une stérilité très prononcée.

Chromosome n° 6. — La modification la plus typique associée à la présence de ce chromosome est la raréfaction des glandes à résine présentes à la surface de la capsule de *G. hirsutum*. On observe aussi généralement une localisation préférentielle de ces glandes au voisinage des sutures des valves (fig. 24). Ces caractères sont très fluctuants au point qu'on assiste, dans certains cas, à la disparition complète des glandes. Les monosomiques ne se distinguent des disomiques ni au point de vue de la morphologie, ni au point de vue de la fertilité.

Chromosome n° 7. — Ce chromosome, qui ne produit aucun effet manifeste sur le phénotype des plantes qui le portent, a été obtenu à l'état monosomique et à l'état disomique, comme l'analyse caryologique a permis de le vérifier, dans une famille issue d'une plante à 53 chromosomes. La plante mère ainsi que ses descendance présentent les caractères morphologiques typiques de *G. hirsutum*.

Fréquence d'apparition des modifications dans les descendance autofécondées

Le tableau IX résume les observations effectuées sur la fréquence d'apparition de plantes hyperploïdes dans la descendance autofécondée de plantes monosomiques pour les sept chromosomes énumérés ci-dessus. Nous entendons par « type modifié » toute plante porteuse d'un chromosome surnuméraire *anomalum*, sans distinction entre l'état monosomique et l'état disomique. Les ségrégations ont été basées sur les caractères du phénotype pour les six premiers chromosomes et sur l'analyse caryologique pour le chromosome 7.

TABLEAU IX

Ségrégations type normal-type modifié dans les familles possédant les chromosomes *anomalum* 1 à 7.

| Filiation autofécondée à partir du croisement $5n \times 4n$ | | N° du chromosome <i>anomalum</i> surnuméraire | Fréquence du type normal (26 U) | Fréquence du type modifié | Total | Pourcentage du type modifié |
|--|---|---|---------------------------------|---------------------------|-------|-----------------------------|
| F ₁ | F ₂ | | | | | |
| Souches H 1005 H 1124 H 1172 | 2 souches de H 1005 12 souches de H 1124 23 souches de H 1172 | N° 1 | 449 | 298 | 747 | 39,9 |
| Souche H 895 | 13 souches de H 895 | N° 2 | 250 | 211 | 461 | 45,8 |
| Souche H 876 | Souche I 7110 | N° 3 | 40 | 30 | 70 | 42,9 |
| Souche H 1193 | 3 souches de H 1193 | N° 4 | 71 | 54 | 125 | 43,2 |
| Souche H 1137 | 8 souches de H 1137 | N° 5 | 122 | 108 | 230 | 47,0 |
| Souche H 1193 | 4 souches de H 1193 | N° 6 | 60 | 62 | 122 | 50,8 |
| Souche H 990 | Souche I 7764 | N° 7 | 19 | 14 | 33 | 42,4 |
| Total | | | 1 011 | 777 | 1 788 | 43,5 |

Ségrégations caryologiques dans la descendance autofécondée de différentes souches d'additions monosomique

Les contrôles caryologiques effectués dans les diverses familles ségréantes décrites dans le tableau IX ont révélé dans tous les cas l'existence des plantes à 26 II 1 I et de plantes à 27 bivalents à côté du type normal *hirsutum* à 26 II. Les fréquences respectives de ces classes caryologiques n'ont pu être déterminées avec précision que dans les familles correspondant aux chromosomes n° 1, 2, 3, 5 et 7, où il existe une relation nette entre le phénotype de la plante et sa formule caryologique. Pour les chromosomes n° 4 et 6, les états monosomique et disomique ne peuvent pas être distingués d'après la morphologie des plantes. Les ségrégations caryologiques des familles où il a été possible de les définir figurent dans le tableau X.

TABLEAU X

Ségrégations caryologiques observées à l'intérieur des familles à chromosomes *anomalum* surnuméraires n° 1, 2, 3, 5 et 7.

| Designation du chromosome <i>anomalum</i> surnuméraire | Fréquence des classes caryologiques | | | Effectif total | Pourcentage de disomiques |
|--|-------------------------------------|-----------|-------|----------------|---------------------------|
| | 26 II | 26 II 1 I | 27 II | | |
| N° 1 | 449 | 285 | 13 | 747 | 1,7 |
| N° 2 | 189 | 140 | 18 | 347 | 5,2 |
| N° 3 | 40 | 26 | 4 | 70 | 5,7 |
| N° 5 | 122 | 96 | 12 | 230 | 5,2 |
| N° 7 | 19 | 13 | 1 | 33 | 3,0 |
| Total | 819 | 560 | 48 | 1 427 | |

Ségrégations dans les descendance autofécondée de souches à addition disomique

La ségrégation dans les descendance autofécondées de la population issue du croisement de retour avait fait apparaître, comme on l'a vu plus haut (tableau VIII), un certain nombre de plantes à 27 bivalents à côté des plantes à addition monosomique dont il vient d'être question. Nous avons étudié la descendance autofécondée de certaines de ces souches porteuses d'une paire de chromosomes *anomalum*. Les données recueillies en vue de cette analyse sont assez peu nombreuses en raison de la très faible fécondité d'une partie du matériel.

Nous avons obtenu deux plantes porteuses du chromosome n° 1 à l'état disomique : I 8196 et I 8239, provenant de l'autofécondation de H 1172. I 8196 produisit par autofécondation cinq descendants, dont

quatre à formule caryologique 26 II 1 I et un à formule 27 II. I 8239 produisit deux descendants de constitution 26 II 1 I.

En ce qui concerne le chromosome n° 2, deux souches I 7240 et I 7252 à 27 bivalents avaient été obtenues à partir de H 895. La souche I 7240 produisit vingt plantes à capsules globuleuses et deux plantes à capsules normales. La souche I 7252 produisit quinze plantes à capsules globuleuses et six plantes à capsules normales.

Nous avons également étudié la descendance d'une plante I 8266, provenant de H 1193, porteuse du chromosome n° 4 à l'état disomique. Sur vingt descendants de I 8266, dix-huit extériorisèrent le phénotype associé à la présence du chromosome 4, deux autres manifestant le type *hirsutum*. Huit plantes du type modifié furent analysées cytologiquement. Toutes étaient de constitution 27 II. Ce travail montra également que la présence du chromosome 4 à l'état disomique chez *G. hirsutum* n'entraîne pas de baisse de vigueur et de fécondité et ne constitue pas une limitation à l'obtention de descendance autofécondées.

Aucune observation n'a été faite sur des descendance de souches d'addition disomique correspondant aux chromosomes n° 3, 5, 6 et 7.

Particularités de l'addition disomique de chromosomes *anomalum* au génome de l'espèce tétraploïde

Deux faits se dégagent des observations effectuées sur la descendance autofécondée des familles définies par l'addition au génome de *G. hirsutum* de sept chromosomes *anomalum* distincts. En premier lieu, les ségrégations qui se manifestent consécutivement à l'autofécondation de souches à un chromosome surnuméraire sont très homogènes, le phénotype modifié étant recouvert dans des proportions qui fluctuent légèrement autour d'une moyenne de 43,5 % dans les diverses populations expérimentales.

D'autre part, des résultats très divers d'un chromosome à l'autre ont été constatés dans le succès de passage de l'état d'addition monosomique à l'état d'addition disomique, ainsi qu'en ce qui concerne l'influence de l'adjonction au génome *hirsutum* d'une paire de chromosomes *anomalum* sur la vigueur, la fécondité et la stabilité des biotypes nouvellement synthétisés. L'addition du chromosome *anomalum* n° 1 est difficilement réalisable à l'état de paire et conduit à des formes chétives, très stériles et instables. Pour tous les autres chromosomes, l'état disomique s'obtient suivant des proportions qui varient entre un cas sur dix-neuf et un cas sur trente-trois dans les populations issues de l'autofécondation des formes d'addition simple. L'état disomique influe à des degrés variés sur la vigueur et la fertilité du matériel et sa transmission est imparfaite. Les chromosomes *anomalum* n° 4 et 6 sont ceux dont l'adjonction semble la plus compatible vis-à-vis du génome de *G. hirsutum* et la plus susceptible de conduire à des lignées stables à 27 paires de chromosomes.

DISCUSSION

La bibliographie offre un certain nombre d'exemples d'allopolypléïdes artificiels chez les plantes supérieures capables de maintenir leur nombre chromosomique pendant un nombre indéfini de générations. C'est notamment le cas des hybrides blé-seigle (CLAVSEN et al., 1945).

La situation que représente l'hybride *G. hirsutum* × *G. anomalum* est toute différente de ce schéma classique car l'hexaploïde synthétique est incapable de reproduire uniformément dans sa descendance la garniture chromosomique qui le caractérise. Les observations accumulées sur ce matériel montrent que les chromosomes *anomalum* placés dans le contexte nucléocytoplasmique de *G. hirsutum* obéissent mal aux mouvements parfaitement synchrones du génome récepteur au cours de la méiose et subissent de ce fait une élimination marquée au niveau des gamétophytes. De plus, des incompatibilités génétiques agissent également au niveau des zygotes et font s'extérioriser une létalité synthétique lorsque certains chromosomes *anomalum* se trouvent en double exemplaire dans le génome *hirsutum*.

Ces facteurs sélectifs restreignent les possibilités évolutives de l'hexaploïde et la recombinaison dans sa descendance. Ils n'imposent cependant pas un retour obligatoire et rapide à la structure caryologique de l'espèce tétraploïde car le génome de *G. hirsutum* manifeste une tolérance assez large vis-à-vis de la présence des chromosomes *anomalum* lorsque ceux-ci existent à l'état d'univalents. Non seulement le génome *anomalum* peut être transmis d'une génération à l'autre, sous forme d'addition hémizygote au caryotype de *G. hirsutum*, mais encore sa scission en éléments simples est possible sans que soient sérieusement affectées la viabilité et la fécondité des individus à formule caryologique diverse qu'une telle ségrégation chromosomique fait apparaître.

Cette propriété a été mise à profit pour l'isolement, par croisement de retour de l'hexaploïde sur l'espèce tétraploïde, de formes d'addition monosomique simple à 53 chromosomes. Sept des treize combinaisons possibles d'un chromosome *anomalum* au caryotype de *G. hirsutum* ont ainsi été obtenues. Comme il est hors de doute que l'addition de chromosomes *anomalum* individuels à la garniture chromosomique de *G. hirsutum* est la conséquence génétique de ce croisement interspécifique la plus directement accessible à l'expérimentation, nous avons apporté une attention particulière à la possibilité de créer des races disomiques d'addition. Ce résultat peut être synthétisé, du moins en théorie, par l'autofécondation des individus porteurs d'un chromosome surnuméraire *anomalum*. Les faits s'accordent avec cette spéculation, compte tenu d'un taux de transmission du chromosome surnuméraire par les gamètes inférieur à la valeur attendue de 50 %. Il semble qu'en première approximation, un quart des grains de pollen et un quart des ovules transportent le chromosome surnuméraire *anomalum* quel qu'il soit. En effet, ce taux de transmission permet de prévoir la ségrégation suivante dans la

descendance obtenue par autofécondation d'une plante à addition simple: 56,25 % de plantes de type *hirsutum*, 37,5 % de plantes à 26 II 1 I et 6,25 % de plantes à 27 II (ou encore 56,25 % de plantes de type *hirsutum* et 43,75 % de type modifié). Les résultats rassemblés dans le tableau IX donnent, pour l'ensemble des sept familles ségrégantes examinées, une moyenne de 56,5 % de plantes à phénotype *hirsutum* contre 43,5 % de plantes de type modifié (sur une population de 1 427 individus). De plus, ces proportions se retrouvent à l'intérieur de chacune des familles analysées.

L'excellent accord entre les ségrégations observées et celles fournies par le calcul donne à penser que tous les zygotes disomiques se forment effectivement toutes les fois que le chromosome surnuméraire de la plante-mère est apporté par les deux gamètes participant à la fécondation. Cet événement a, théoriquement, une chance sur seize de se produire, d'après les estimations qui ont été faites au sujet de la transmission gamétique des univalents *anomalum*.

Mais, différentes difficultés surgissent dès la formation de ces zygotes. Le tableau X montre que l'aptitude à survivre des formes d'addition disomique est très variable suivant le chromosome *anomalum* considéré, car les fréquences de plantes à 27 II qu'on a pu estimer sur des populations ségrégantes parvenues au stade de la floraison, sont inférieures dans tous les cas à la valeur théorique de 6,25 %, l'écart étant particulièrement significatif pour le chromosome n° 1. Par contre, le rapport des fréquences entre les classes « 26 II » et « 26 II 1 I » qui est de 819/560 pour l'ensemble des résultats du tableau X est conforme à la valeur théorique de 1,5.

A l'obstacle de la létalité synthétique attachée à l'addition disomique de certains chromosomes *anomalum* (qui s'oppose de manière très nette à la tolérance de *G. hirsutum* pour les additions monosomiques) s'ajoutent le fonctionnement méiotique défectueux du bivalent surnuméraire et la stérilité plus ou moins marquée que sa présence peut provoquer.

Dans l'état actuel des travaux, si la possibilité d'adjoindre à *G. hirsutum* des paires de chromosomes *anomalum* peut être considérée comme démontrée, l'établissement de races stables et fertiles d'addition à partir de ce matériel synthétique est encore problématique dans la plupart des cas expérimentaux actuellement à l'étude. Ce point sera à préciser par des recherches complémentaires.

Les faits mis en évidence au cours de ce travail montrent qu'il est effectivement possible de modifier l'espèce *G. hirsutum* par croisement avec *G. anomalum*. Le résultat le plus évident de cette opération est constitué par l'incorporation de chromosomes isolés de l'espèce diploïde à l'espèce tétraploïde. Sous la forme d'addition, cette modification du génome de *G. hirsutum* pose encore des problèmes théoriques et pratiques en raison des incompatibilités pouvant se manifester entre le génome de l'espèce tétraploïde et l'information génétique appor-

tée par l'espèce diploïde. Il reste donc à établir si ces disharmonies peuvent être levées ultérieurement par sélection ou par recroisement répété avec le parent tétraploïde, ou encore par des compensations caryologiques corrigeant l'effet néfaste de l'addition de chromosomes *anomalum* par le départ de chromosomes *hirsutum*. La possibilité de ces substitutions, déjà évoquée par DUBINKAR (1949, 1950) a été précisée ici par les faits cytologiques et les analyses génétiques actuellement poursuivies sur plusieurs descendance à 52 chromosomes non conformes au type *hirsutum* issues du croisement interspécifique fourniront des informations supplémentaires sur cette voie possible d'introggression. Enfin, les faits cytologiques d'échanges accidentels par crossing-over rare entre les garnitures chromosomiques des deux parents ouvrent des perspectives variées de recombinaison génétique dont l'étude peut se montrer très fructueuse.

L'exploration des possibilités évolutives du croisement entre *G. hirsutum* et *G. anomalum* montre que, si ce matériel est d'une manipulation plus

difficile que les croisements entre l'espèce amphidiploïde et les espèces diploïdes qui lui sont cytologiquement apparentées, il n'en constitue pas moins une source de variabilité génétique nouvelle par les différentes formes de réorganisation du génotype et du caryotype de l'espèce cultivée qui font apparition au cours de l'évolution expérimentale. Il est important de souligner ici un phénomène qui rehausse considérablement l'intérêt de l'hybridation interspécifique en tant que technique d'amélioration des plantes. Nous avons, en effet, remarqué au cours de ce travail, que si certaines modifications intervenues chez l'espèce tétraploïde par le croisement correspondent à des propriétés connues chez le parent diploïde, d'autres caractères particuliers sont absolument originaux, tel celui de la raréfaction des glandes à résine sur la capsule. L'apparition d'innovations génétiques par interaction de facteurs complémentaires apportés par les génomes parentaux est une conséquence du croisement interspécifique qu'il sera particulièrement utile de mettre à profit pour la synthèse de caractères imprévisibles d'intérêt économique chez les cotonniers cultivés.

RÉSUMÉ

L'hexaploïde qu'on peut synthétiser par doublement artificiel du nombre chromosomique de l'hybride entre *G. hirsutum* et *G. anomalum* ne peut être utilisé comme point de départ à des lignées fertiles et stables en raison de sa grande instabilité caryologique. Par contre, les croisements de retour répétés de l'hexaploïde sur *G. hirsutum* permettent l'infiltration dans le génome de l'espèce tétraploïde d'un nombre varié de chromosomes de l'espèce diploïde.

Une attention particulière a été apportée au problème de l'addition au caryotype de *G. hirsutum* d'une paire à la fois de chromosome *anomalum*. Cette situation a été étudiée dans le cas de sept chromosomes de l'espèce diploïde dont six produisent un effet phénotype caractéristique une fois infiltrés dans le génome de l'espèce tétraploïde.

Les chromosomes surnuméraires *anomalum* sont transmis par un quart environ des gamètes femelles chez les plantes hybrides porteuses d'un seul de ces éléments, et le taux de transmission par le pollen est vraisemblablement du même ordre de grandeur. La nature du chromosome *anomalum* en surnombre a une grande influence sur la réalisation de l'état disomique par autofécondation de formes à addition simple, ainsi que sur la vigueur et la fécondité des individus ainsi formés. Dans les populations ségréguant les plantes à 27 paires de chromosomes apparaissent moins fréquemment que ne le prévoit un calcul basé sur les taux de transmission gamétiques. Ils sont en général inférieurs aux biotypes à caryotype normal (26 paires de chromosomes) au point de vue de l'aptitude à survivre et à se reproduire. Lorsqu'ils sont capables de donner une descendance par autofécondation, celle-ci fait partiellement

retour au type *hirsutum*, phénomène qui peut résulter aussi bien d'une élimination pure et simple des chromosomes en surnombre que d'accidents de non-disjonction. L'addition de paires de chromosomes *anomalum* au caryotype de *G. hirsutum* est donc limitée par des incompatibilités diplontiques dont la gravité varie suivant l'identité de l'élément introduit. Il semble que dans deux au moins des sept cas d'addition disomique étudiés la présence d'une paire de chromosomes allogènes dans le génome de *G. hirsutum* n'entraîne pas de désordres marqués.

Par conséquent, on peut conclure de ces résultats que, si l'addition de certains chromosomes *anomalum* au génome de *G. hirsutum* est techniquement réalisable, la création par ce procédé de races fertiles et stables à 27 paires de chromosomes reste encore problématique et demande un complément de recherches.

Si l'addition de paires de chromosomes est le phénomène d'introggression le plus accessible à l'expérimentation dans le matériel étudié ici, d'autres remaniements du caryotype de *G. hirsutum* paraissent possibles d'après certains faits cytologiques et génétiques observés dans le cours de ces travaux. La mise en évidence de substitutions de chromosomes et d'appariement hétérogénétiques offre en particulier des perspectives de recombinaison qui méritent d'être approfondies.

Enfin, il est intéressant de souligner que certaines descendance du croisement entre *G. hirsutum* et *G. anomalum* extériorisent des caractères que les parents ne manifestent pas. Cette particularité rehausse considérablement l'intérêt des croisements inter-spécifiques en tant que source de variabilité génétique chez le cotonnier.

BIBLIOGRAPHIE

- BEASLEY J.O. et RICHMOND T.R. — 1940. Cytogenetics and improvement of cotton. 53 rd Rep. Tex. Agric. Exp. Sta. (condensé dans Emp. Cotton Growing Rev. 20: 54-55).
- BEASLEY J.O. — 1942. Meiotic chromosome behavior in species, species hybrids, haploids and induced polyploids of *Gossypium* - *Genetics* 27: 25-54.
- BROWN M.S. et MENZEL M.Y. — 1952. Polygenomic hybrids in *Gossypium* - *Genetics*, 37: 242-263.
- BROWN M.S. — 1958. The division of univalent chromosome in *Gossypium* - *Amer. J. Bot.*, 45: 24-32.
- CLAUSEN J. et al. — 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopolloidy with examples from the *Madiinae* - *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 564, p. 174.
- DEODIKAR G.B. — 1949. Cytogenetic studies on crosses of *Gossypium anomalum* with cultivated cottons. I (*G. hirsutum* × *G. anomalum*) doubled × *G. hirsutum* - *Indian J. Agric. Sci.*, 19: 389-399.
- DEODIKAR G.B. — 1950. *Ibid.* II. Substitution and addition of *anomalum* chromosomes to the genome of cultivated tetraploid cottons - *Indian J. Agric. Sci.*, 20: 399-414.
- HINTON C.W. — 1957. The analysis of rod derivatives of and unstable ring chromosome of *Drosophila melanogaster* - *Genetics*, 42: 55-65.
- HUTCHINSON J. — 1959. The application of genetics to cotton improvement - University Press, Cambridge, p. 87.
- IYENGAR N.K. — 1944. Cytological investigations on hexaploid cottons - *Indian J. Agric. Sci.*, 14: 142-151.
- KAMMACHER P. — 1961. Sur les phénomènes de ségrégation chromosomique observés à la méiose du tétraploïde synthétique (*G. hirsutum* × *G. arboreum*) × *raimondii* et de ses descendance - *La Semaine des Hôpitaux (Annales de Génétique)*, 2: 59-68.
- Mc CLINTOCK B. — 1938. The production of homozygous deficient tissues with mutant characteristics by means of aberrant mitotic behavior of ring-shaped chromosomes - *Genetics*, 23: 315-376.
- SAUNDERS J.H. — 1959. Studies in wild species of cotton. I. Variation within *G. anomalum* - *Heredity*, 13: p. 249.
- SCHWARTZ D. — 1958. On the stabilisation of a ring chromosome in maize - *Genetics*, 43: 86-91.
- SILOW R.A. — 1941. The comparative genetics of *Gossypium anomalum* and the cultivated Asiatic cottons - *J. Genet.*, 42: 259-358.
- STEPHENS S.G. — 1942. Colchicine - produced polyploids in *Gossypium* - *J. Genet.*, 44: 272-295.

SUMMARY

The hexaploid that can be synthesized by doubling artificially the chromosomal number of the hybrid between *G. hirsutum* and *G. anomalum* cannot be used as starting point for fertile and stable strains owing to its great cytological instability. On the contrary, repeated backcrosses of the hexaploid to *G. hirsutum* permit infiltrating a varied number of chromosomes of the diploid species into the genome of the tetraploid species.

Particular attention was given to the problem of adding to the karyotype of *G. hirsutum* one pair at a time of *anomalum* chromosomes. This situation was investigated in the case of seven chromosomes of the diploid species, six of which exert a characteristic phenotypic effect once they are infiltrated into the genome of the tetraploid species.

Anomalum supernumerary chromosomes are transmitted by about one fourth of the female gametes in the hybrid plants carrying only one of these elements and the rate of transmission through the pollen is very likely within the same range. The nature of the supernumerary *anomalum* chromosome exerts a great influence upon realizing the disomic condition by self pollinating forms with simple addition, also upon the vigour and fecundity of the individuals thus formed. In segregating populations, the plants with 27 pairs of chromosomes appear less frequently than expected from a computation based on the rates of gametic transmission. They are generally inferior to the biotypes

with normal karyotype (26 pairs of chromosomes) with respect to the aptitude to survive and breed. When they can give rise to a progeny by self pollinating, the latter goes back partly to the *hirsutum* type, a phenomenon which may result from eliminating purely and simply supernumerary chromosomes as well as from non-disjunction accidents. Adding pairs of *anomalum* chromosomes to *G. hirsutum* karyotype is therefore limited by diplontic incompatibilities, the seriousness of which varies according to the identity of the element introduced. It seems that at least in two out of the seven cases of disomic condition that were studied, the presence of a pair of allopolyploid chromosomes in the genome of *G. hirsutum* does not entail any marked disorder.

One may therefore conclude from these results that whereas adding certain *anomalum* chromosomes to the genome of *G. hirsutum* is technically realizable, creating by this process fertile and stable strains with 27 pairs of chromosomes still remains problematical and requires further research.

Whereas adding pairs of chromosomes is the phenomenon of introgression which is the most accessible to experimentation in the material studied here, other alterations of *G. hirsutum* karyotype appear possible according to certain cytological and genetic facts observed in the course of these works. Putting in evidence substitutions of chromosomes and heterozygous pairings offer particularly some prospects of recombination which deserve to be thoroughly investigated.

Lastly, it is interesting to point out that certain progenies of the cross between *G. hirsutum* and *G. anomalum* exteriorize characters that the parents do not express. This particularity accentuates consi-

derably the interest offered by interspecific crosses inasmuch as a source of genetic variability in the cotton plant.

RESUMEN

El hexaploide que se puede sintetizar por doblamiento artificial del número cromosómico del híbrido entre *G. hirsutum* y *G. anomalum* no puede utilizarse como punto de partida para razas fértiles y estables a causa de su gran inestabilidad cariológica. En cambio, los cruces de retorno repetidos del hexaploide con *G. hirsutum* permiten la infiltración en el genoma de la especie tetraploide de un número variado de la especie diploide.

Se ha concedido una atención particular al problema de la adición al cariotipo del *G. hirsutum* de un par a la vez de cromosomas *anomalum*. Esta situación ha sido estudiada en el caso de siete cromosomas de la especie diploide de los cuales seis producen un efecto fenotipo característico una vez infiltrados en el genoma de la especie tetraploide.

Los cromosomas supernumerarios *anomalum* son transmitidos por un cuarto aproximadamente de gametos hembras en las plantas híbridas portadoras de uno solo de esos elementos, y el índice de transmisión por el polen es probablemente del mismo orden de magnitud. La naturaleza del cromosoma *anomalum* en exceso tiene gran influencia en la realización del estado disómico por autofecundación de formas de adición simple, así como en el vigor y fecundidad de los individuos formados de este modo. En las poblaciones segregantes, las plantas con 27 pares de cromosomas aparecen con menos frecuencia que lo previsto por un cálculo basado en los índices de transmisión gaméticos. Son en general inferiores a los biotipos de cariotipo normal (26 pares de cromosomas) desde el punto de vista de la aptitud para sobrevivir y reproducirse. Cuando son capaces de dar una descendencia por autofecundación, ésta vuelve parcialmente al tipo *hirsutum*, fenómeno que

puede resultar tanto de una eliminación pura y simple de los cromosomas en exceso como a causa de accidentes de no-disyunción. La adición de pares de cromosomas *anomalum* al cariotipo del *G. hirsutum* queda, pues, limitada por incompatibilidades diplóticas cuya gravedad varía según la identidad del elemento introducido. Parece ser que por lo menos en dos casos de los siete casos de adición disómica estudiados, la presencia de un par de cromosomas alógenos en el genoma del *G. hirsutum* no ocasiona desórdenes notables.

Por consiguiente, se puede concluir de estos resultados que, si la adición de ciertos cromosomas *anomalum* al genoma del *G. hirsutum* es realizable técnicamente, la creación por este procedimiento de razas fértiles y estables de 27 pares de cromosomas es aún problemática y exige investigaciones complementarias.

Si la adición de pares de cromosomas es el fenómeno de introgresión el más accesible a la experimentación en el material aquí estudiado, otras modificaciones del cariotipo del *G. hirsutum* parecen posibles según ciertos hechos citológicos y genéticos observados durante estos trabajos. El hecho de haberse puesto en evidencia sustituciones de cromosomas y apareamientos heterogenéticos ofrece particularmente perspectivas de recombinación que merecen profundizarse.

En fin, es interesante subrayar que ciertas descendencias del cruce entre *G. hirsutum* y *G. anomalum* exteriorizan caracteres que los padres no manifiestan. Esta particularidad realza considerablemente el interés de cruces interespecíficos en tanto que fuentes de variabilidad genética en el algodónero.

ILLUSTRATIONS

Figure 1: Métaphase I chez *G. hirsutum* (26 II).

Figure 2: Métaphase I chez l'allotriploïde *G. hirsutum* × *G. anomalum* (20 I 8 II 1 III).

Figure 3: Appariement régulier (39 II) chez l'allohexaploïde *G. hirsutum* × *G. anomalum*.

Figure 4: Appariement irrégulier chez un hexaploïde de 2^e génération (34 II 3 III 1 I).

Figure 5: Appariement chez le pentaploïde *G. hirsutum* × *G. anomalum* (25 II 1 III 12 I).

Figure 6: Appariement dans une forme introgressive dérivée du pentaploïde. Plante H 1040. Addition de cinq univalents *anomalum* au caryotype de *G. hirsutum*.

Figure 7: *Ibid.* Plante I 8237. Addition disomique d'un chromosome *anomalum* avec appariement régulier (27 II).

Figure 8: *Ibid.* Plante I 8814 à 52 chromosomes porteuse d'un bivalent à chiasma non terminalisé. Cet accident peut être le résultat de l'insertion d'un segment *anomalum* dans un bras de chromosome *hirsutum*.

Figure 9: *Ibid.* Plante I 7243. Métaphase I montrant la présence d'un univalent *anomalum* à centromètre actif et l'éviction d'un bivalent *hirsutum* de la plaque équatoriale.

Figures 10 et 11: *Ibid.* Plante I 8365. Ces deux métaphases I d'une plante à 54 chromosomes traduisent une double modification du caryotype de *G. hirsutum*: remplacement d'une paire de chromosomes

originaux par une paire faiblement conjonctive (résultat probable d'une substitution) et addition de deux univalents *anomalum*.

Figures 12 et 13: *Ibid.* Métaphases I chez deux plantes I 8306 et I 8307 obtenues par autofécondation de la plante H 1124 à 26 II 2 I (cf. tableau VIII). Les deux descendance portent l'univalent de taille normale, hérité de la plante-mère, qui correspond à la présence de la tache du pétale *anomalum*. Le second univalent de H 1124, très petit, se retrouve chez I 8306 à l'état de fragment centrique et chez I 8307 à l'état de chromosome-anneau.

Figure 14: Élimination d'un chromosome *anomalum* à l'interphase chez une plante (I 8238) à 53 chromosomes.

Figure 15: Modification du caryotype de *G. hirsutum* observée dans la descendance autofécondée d'une plante hyperploïde issue du croisement pentaploïde × *hirsutum*. Substitution de fragments de chromosomes *hirsutum* par du matériel *anomalum* indiquée par la présence d'un bivalent hétéromorphique et d'un bivalent à chiasmas non terminalisés (indiqués par des flèches). Addition d'une paire de chromosomes *anomalum* ne participant pas à la congression des chromosomes *hirsutum*.

Figure 16: Retour au niveau orthoploïde dans la descendance d'une plante autofécondée, accompagné de l'apparition d'une translocation réciproque.

Les dessins ont été faits à la chambre claire, sur des préparations obtenues par écrasement de cellules-mères de pollen colorées au carmin acéto-ferrique. Optique Zeiss (Statif W, objectif à immersion × 105, objectif × 8). Grossissement × 800. Les particularités remarquables des images caryologiques sont représentées en blanc.



Fig. 1

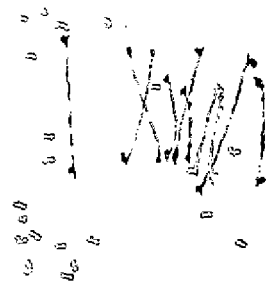


Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8

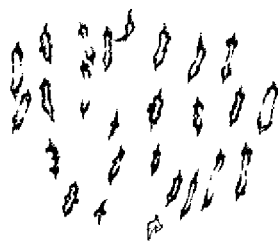


Fig. 9



Fig. 10



Fig. 11

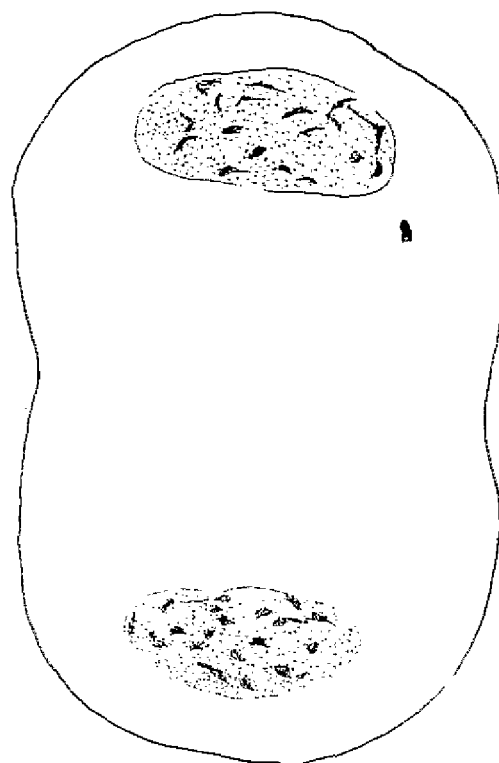


Fig. 14



Fig. 12

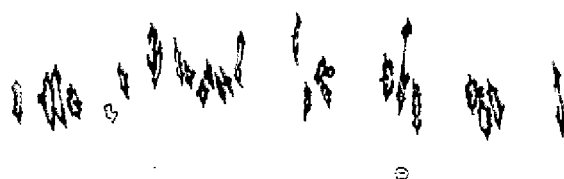


Fig. 13

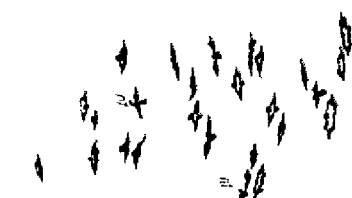


Fig. 15



Fig. 16



Figure 17 : *G. hirsutum* : Acala 442.



Figure 18 : *G. anomalum*.

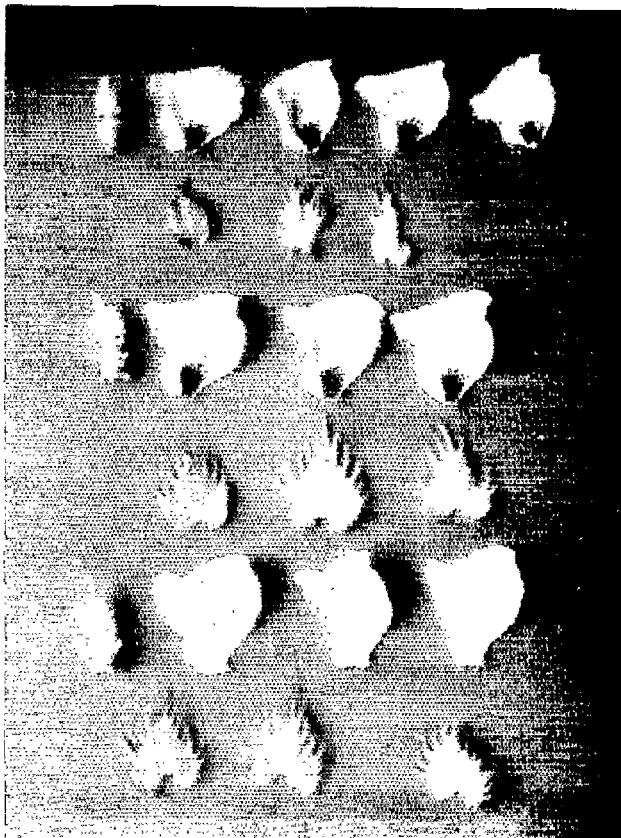


Figure 19 : Chromosome 1.

Transfert de la tache du pétale de *G. anomalum* à *G. hirsutum*. De bas en haut : pétales, bractées et organes reproducteurs chez *G. hirsutum*, chez la forme d'addition monosomique et chez la forme d'addition disomique.

(Echelle 1/3.)

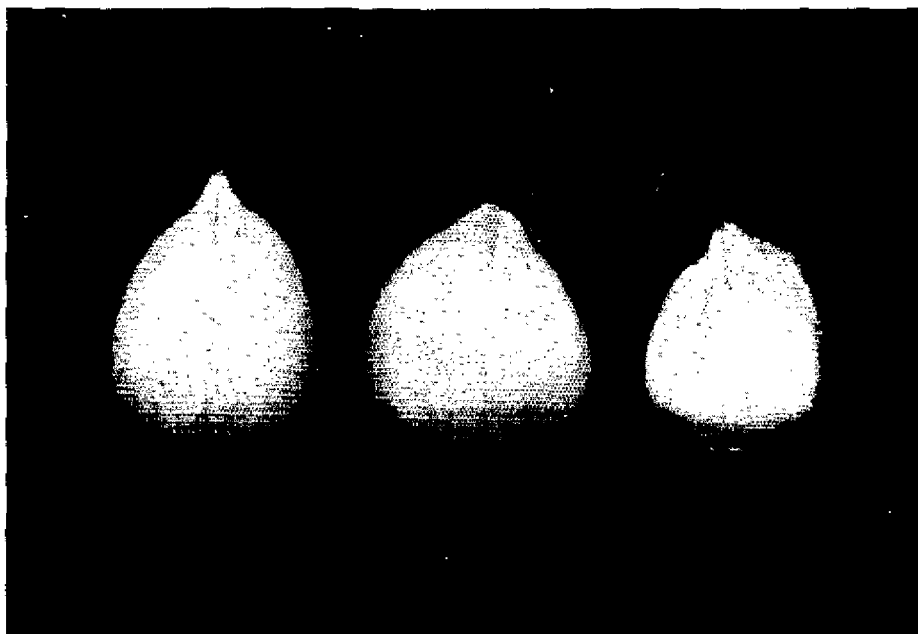


Figure 20 : Chromosome 2.

Modification de la forme de la capsule. De gauche à droite, phénotype normal, phénotype correspondant à l'addition monosomique, phénotype correspondant à l'addition disomique.



Figure 21 : Chromosome 3.

Epaississement du limbe et modification de la forme des feuilles, des capsules, des entre-nœuds. Phénotype correspondant à l'addition disomique. (Echelle 1/5.)



Figure 22 : Chromosome 4.

Modification de la forme des entre-nœuds et de l'insertion des organes reproducteurs. Phénotype correspondant à l'addition disomique. (Echelle 1/5.)

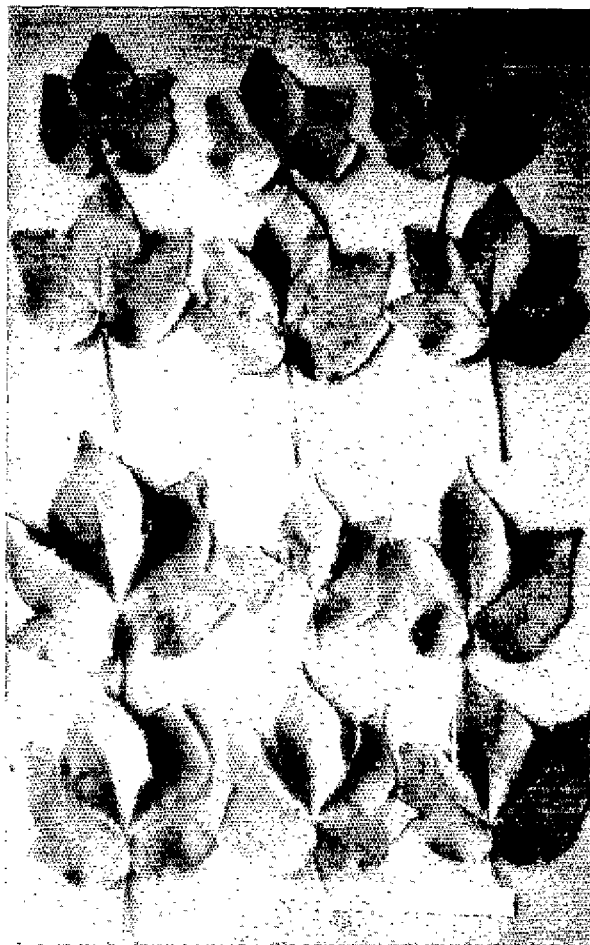


Figure 23: Chromosome 5.

Modification de la forme des feuilles. De bas en haut, phénotype normal (2 rangées de feuilles), phénotype correspondant à l'addition monosomique, phénotype correspondant à l'addition disomique. (Echelle 1/5.)

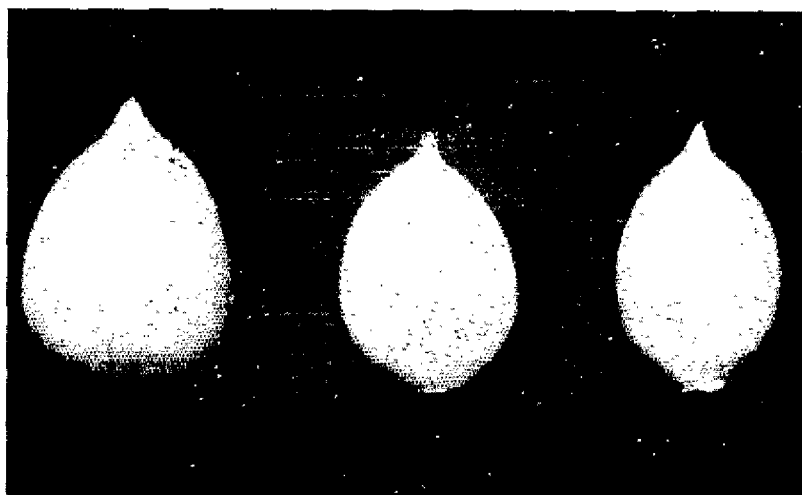


Figure 24: Chromosome 6.

Raréfaction des glandes à résine normalement présentes sur la capsule. De gauche à droite, phénotype normal et phénotype correspondant à la présence d'un surnuméraire à l'état monosomique ou disomique. (Echelle 3/4.)